©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Ein Beitrag zur Kenntnis des Hautepithels und des Bindegewebes (der Bindesubstanzen) des Flußkrebses

Von

Prof. Karl Grobben

ordentl. Mitglied d. Akad. d. Wiss.

(Mit 2 Tafeln)

(Vorgelegt in der Sitzung am 3. Februar 1944)

Wenn ich mich spät, nach Ablauf von vielen Jahren, entschließe, meine im Jahre 1910 gemachten Beobachtungen über das Hautepithel und die Bindesubstanzen des Flußkrebses zu veröffentlichen, so entspringt dies meinem Wunsche, meine genauen Zeichnungen verwertet zu sehen, die manche Ergänzung des bisher Bekannten geben. Die Niederschrift des Textes geht auch zum Teil auf frühere Jahre zurück und wurde nun weiter unter Berücksichtigung der einschlägigen Literatur ergänzt.

Die vorliegenden Untersuchungen, vor allem über die Bindesubstanzen des Flußkrebses, bilden die Fortsetzung meiner diesbezüglichen Beobachtungen an *Argulus* (15). Aus letzteren hat sich als allgemeines Resultat ergeben, daß erstens alle Zellen des Körpers die Fähigkeit besitzen, Binde(Stütz)substanz zu bilden, die aus Chitin oder vielleicht einer dem Chitin nahestehenden Substanz besteht; zweitens, daß die Bindesubstanz im Körper ein Kontinuum bildet, wie bereits von L e y d i g im wesentlichen richtig erkannt wurde.

Die einfachen übersichtlichen Verhältnisse, welche sich diesbezüglich bei dem relativ kleinen *Argulus* bieten, mit den zweifellos komplizierteren eines großen Krebses, wie des Flußkrebses, zu vergleichen, war Aufgabe der hier darzulegenden Untersuchungen. Bei *Argulus* ist es möglich, einen Schnitt durch den ganzen Körper zu überblicken und so den kontinuierlichen Zusammenhang der Bindesubstanzen leicht zu beobachten. Bei dem Flußkrebs ist dies nicht möglich; hier ist man auf die Untersuchung einzelner Körper- oder Organstücke beschränkt. Doch läßt sich auch hier auf Grund der Beobachtungen an *Argulus* übereinstimmend die Tatsache des Zusammenhanges der Bindesubstanzen feststellen.

A: 3. Nr 1/1944

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die Untersuchung wurde an *Potamobius astacus* und *P. leptodactylus* ausgeführt, und zwar sowohl an Zupfpräparaten als vorwiegend an Schnitten. Außer dem lebenden Gewebe diente hauptsächlich konserviertes Material der Beobachtung. Die Konservierung erfolgte in Formol oder einer Mischung von Salpetersäure und Alkohol. Zur Entkalkung wurde Salpetersäurealkohol angewendet. Gefärbt wurde mit Boraxkarmin, die Schnitte mit Delafield'schem Haematoxylin und Nachfärbung mit Säurefuchsin oder Orangerot. Auch Eisenhaematoxylin nach Heidenhain, das bei *Argulus* sich so ausgezeichnet bewährt hat, wurde versucht; leider waren die Resultate mit demselben nicht durchaus befriedigend.

Die Schnitte wurden von dem inzwischen verstorbenen Präparator und Zeichner an den zoologischen Instituten der Universität Wien Herrn Karl Bergmann in vorzüglicher Weise hergestellt, und ich gedenke an dieser Stelle dankbar seiner ausgezeichneten Tätigkeit. Die Vorzüglichkeit der Schnittpräparate geht auch aus den mittels Camera lucida eingezeichneten Figuren dieser Abhandlung hervor.

Wie schon in meiner Abhandlung über die Bindesubstanzen von *Argulus* bemerkt wurde, lassen sich gegen die vorwiegende Untersuchung der Bindesubstanzen an Schnitten auch Einwände erheben. Diesen ist mit dem Hinweise zu begegnen, daß bei den eigenartigen Verhältnissen der Bindesubstanz, wie sie die Arthropoden zeigen, in erster Linie die Schnittmethode berufen erscheint, Aufklärung für die hier in Angriff genommene Frage zu geben. An Schnitten durch gut konserviertes Material lassen sich die Beziehungen und Zusammenhänge der verschiedenen Gewebe am klarsten erkennen.

Die Gewebe des Flußkrebses und im speziellen auch das Bindegewebe waren bereits mehrmals Gegenstand gelegentlicher oder ausführlicher besonderer Untersuchung. Es sei hier auf die Arbeiten von Reichert (40) und Malaczyńska (33) über das Bindegewebe sowie die alle Gewebe berücksichtigenden Untersuchungen von E. Haeckel (18) und K. C. Schneider (45, 46) hingewiesen, ferner auf die nur einzelne Organe des Flußkrebses betreffenden Abhandlungen von Leydig (29), Baur (1), M. Braun (2), Vitzou (51) u. a. Es werden im Laufe der Darstellung noch jene Publikationen Berücksichtigung finden, die einschlägige Untersuchungen enthalten.

Hautepithel und äußere Kutikula.

Im Epithel der Dorsalhaut des Thorax von *Potamobius* konnte ich zweierlei Zellen unterscheiden, die insbesondere an nahe der Kutikula geführten Flächenschnitten deutlich hervortreten (Fig. 2).

©Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Man erkennt hier unter zahlreichen helleren Zellen einzelne dunklere schmälere Zellen, die durch gröbere Körnchen des Zellinhaltes sich hervorheben. Während die helleren Epithelzellen ziemlich regelmäßig geradlinig polygonal begrenzt sind, erscheinen die dunkleren in dieser Ansicht von variierender Begrenzung, die Zellgrenzen konkav eingebuchtet.

Am Längsschnitt durch das Epithel (Fig. 1), das sich hier mit Rücksicht auf die Höhe seiner Zellen als Zylinderepithel erweist, läßt sich dieser Unterschied von zweierlei Epithelzellen wiedererkennen. Es ergibt die weitere Untersuchung, daß die dunkleren schmäleren Zellen stärkere Faserung im Zelleibe zeigen und ihre besondere Ausbildung damit im Zusammenhange steht, daß sie vor allem zur festeren Verbindung zwischen Außenkutikula und Unterhaut dienen. Die helleren Zellen erscheinen dem Oberflächenbilde entsprechend breiter, nach unten zuweilen sackförmig entwickelt. Das Cytoplasma ist vor allem in dem der Kutikula zugekehrten Teile oberhalb des Kernes deutlich gestreift, der Ausdruck einer zur Oberfläche senkrecht verlaufenden fibrillären Struktur, wie bereits von früheren Beobachtern konstatiert wurde. Basalwärts vom Kern ist gleichfalls eine, wenngleich weniger deutlich ausgebildete Streifung zu beobachten, der basale Teil der Zelle erscheint vakuolisiert und wird von netzförmig angeordneten Plasmabalken durchzogen. Außerdem finden sich im Epithel, den basalen Teil der Zellen einnehmend, eckig begrenzte farblose Kristalle variierender Größe. An lebenden Zellen sind gleichgeformte Inhaltskörper von blauer Farbe zu beobachten, mit denen die früher beschriebenen eckigen Inhaltskörper wohl identisch sind, die an Präparaten keine Färbung zeigen (Folge der Konservierung). Es sind die blauen Pigmentkörner, die zuerst Fosillon (12), dann Leydig bei einer Anzahl dekapoder Crustaceen beschrieben haben und die später von Pouchet (38) „coerulins" benannt wurden. Sie sind bei *Potamobius* von Pouchet in der ganzen Hypodermis, offenbar auch schon von Lereboullet, beobachtet, der blaue Hypodermiszellen beschreibt. Nach Focillon und Leydig sind die blauen Pigmentkörper säulchenförmige, nach Pouchet platte trapezoide Kristalle. Diese blauen Kristalle wurden von Haeckel und Braun als dem Bindegewebe zugehörig angesehen.

Ich möchte bemerken, daß das abgebildete Epithel einem Tier entnommen ist, das vor der Häutung stand; die neue Außenkutikula war bereits angelegt, aber noch sehr dünn.

Der Zellkern ist oval, weist zahlreiche Chromatinkörper und einen Nucleolus auf. Die Basis der Zelle wird von einer Membran umschlossen, die ein Produkt der Zelle ist und sich auch in die seitliche Zellwand fortsetzt. Sie ist wohl als Basalmembran aufzufassen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die dunkleren Epithelzellen sind schlanker und gegen die Außenkutikula zu verbreitert. Sie zeigen eine starke Fibrillenausbildung des Cytoplasmas, die bis in die Basis der Zelle zu verfolgen ist. Die Zellbasis ist wieder verbreitert. Hier stoßen die Fibrillen an die Basalmembran und finden zum Teil ihre Fortsetzung in Fibrillen, die den Bindegewebszellen der Unterhaut angehören. Im basalen Teile dieser schlankeren Epithelzellen liegen auch die eckigen Inhaltskörper.

Schon Vitzou (51) hat angegeben, daß der größere Teil der Zellen des chitinogenen Epithels sich durch basale Verlängerungen in die Fasern des unterliegenden Bindegewebes fortsetzt.

Zwischen den Basalteilen der Epithelzellen fand ich unregelmäßig gestaltete plumpe Zellen mit relativ kleinem Kern und grobkörnigem Zelleninhalte. Diese Zellen wiesen Fortsätze auf, die gegen die Außenkutikula gerichtet waren. Es handelt sich hier um Pigmentzellen, und zwar dürften es, nach der plumpen Gestalt zu schließen, die beim lebenden Objekte beobachteten weißen Pigmentzellen der Haut sein.

Den genannten grobkörnigen Pigmentzellen findet man unregelmäßig gestaltete kleine Zellen angelagert, die ich auch für Pigmentzellen halte. Ihre Begrenzung ist an Schnittpräparaten schwer festzustellen. Soviel davon mit Sicherheit erkennbar war, ist in der Abbildung (Fig. 1) dargestellt. Ich vermute, daß das rote Pigment sich in diesen Zellen vorfindet. Mit diesen Beobachtungen würde am besten die Angabe von Haeckel übereinstimmen, nach dessen Untersuchungen Pigmentzellen „zwischen den chitinogenen Epidermiszellen zerstreut sind", vielleicht auch die Angabe von Pouchet in Einklang zu bringen sein, der große rote und auch gelbe Pigmentzellen an der Unterseite der Hypodermis fand.

Was die Außenkutikula betrifft, so möchte ich zu dem Bekannten einige Beobachtungen hinzufügen.

Bekanntlich unterscheidet man an dem aus zahlreichen Schichten aufgebauten Hautpanzer des Flußkrebses eine Anzahl von Lagen, die nach Bütschli als erste Außenlage, zweite Pigmentlage, dritte Hauptlage und vierte Innenlage bezeichnet werden. Außerdem wird von Bütschli noch eine fünfte äußerste Lage unterschieden, die er Grenzhaut oder Grenzmembran benennt und die sich als chemisch verschieden von den übrigen Lagen erwies.

Es haben zuerst Hasse (19), Lavalle (26) und Huxley (21), dann Nathusius (36) an entkalkten Zerzupfungspräparaten einen feinfaserigen Bau des Krebspanzers beobachtet, später Tullberg (50) durch eingehende Untersuchungen am Hummerpanzer gezeigt, daß derselbe in seiner mittleren und untersten (Haupt-) Lage sich aus Fasern aufbaut und durch sukzessive Umwandlung der

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

äußeren Teile der Matrixzellen in der Weise sich bilde, „daß sich die Zellen in Fasern spalten und gleichzeitig zwischen diese eine geschichtete Zwischensubstanz absetzen"; „der intime Zusammenhang des Hummerpanzers mit seiner Matrix entsteht dadurch, daß die Zellen selbst in die Schale hineinwachsen".

Bezüglich der dünnen Außenlage, in der die früheren Beobachter meist keinerlei Struktur fanden, hält es Tullberg für wahrscheinlich, daß auch sie in gleicher Weise durch Umwandlung der Matrixzellen entsteht, „obschon eine Andeutung einer Faserung nicht zu sehen ist, möglicherweise doch Fasern wirklich in der äußersten Schicht vorkommen, aber so fein, daß sie nicht unterschieden werden können". Tullberg bezieht sich dabei auf eine Angabe von Braun (2), nach welcher diese Lage an den Höckern der Schere des Flußkrebses in ihrem der Mittellage zugekehrten Teil eine Streifung aufweist.

Nathusius (36) konnte in der Außenlage eine bestimmte Struktur nicht finden, obwohl es ihm zuweilen scheint, daß „Überbleibsel obliterierter Röhrchen auch in ihr noch zu bemerken seien".

Am eingehendsten hat dann Bütschli (3, 4) diese Schichten untersucht. Er beobachtete schon an Schliffen eine äußerst zarte senkrechte Streifung, an feinen stark tingierten Schnitten eine feinwabige Struktur. Bütschli gibt ferner an, daß ein direkter Übergang der Außenlage in die darunter folgende Lage stattfindet, indem die sogenannten Kanälchen der Außenlage mit jenen der darunterliegenden Pigment- oder Hauptlage in direktem Zusammenhang stehen.

An dem sich neu entwickelnden Hautpanzer eines Flußkrebses, der nicht weit vor der Häutung stand und bei dem der alte Hautpanzer bereits abgehoben war, konnte ich sehr deutlich einen faserigen Aufbau der Außenlage beobachten (Fig. 3). Der noch zarte neuangelegte Hautpanzer wies außer der Außenlage nur erst wenige (drei) Schichten der Pigmentlage auf und gestattete die Anfertigung dünner Schnitte. Nach Färbung mit Eisenhaematoxylin hebt sich die Außenlage, wie schon Bütschli hervorhob, von der Pigmentlage und der Hauptlage durch intensivere Färbung ab. In der Außenlage lassen sich nun sehr deutlich senkrecht zur Oberfläche gerichtete Säulchen beobachten, die in ihrer Anordnung den in der darunter folgenden Mittellage enthaltenen Fasern entsprechen. Erstere sind jedoch dicker als letztere und erscheinen stellenweise wie knotig angeschwollen. In der Richtung dieser Säulchen besteht auch eine Spaltbarkeit der Außenlage, wie daraus hervorgeht, daß an Schnitten stellenweise einzelne kleine Gruppen von Säulchen getrennt durch Lücken von abgebröckelten Teilen der Außenlage mit der Pigmentlage in Verbindung zurückbleiben.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Der faserige Aufbau der Chitinkutikula ist auf die senkrecht zur Oberfläche verlaufende fibrilläre Struktur des Cytoplasmas der Epithelzellen zurückzuführen, wie aus der Abbildung (Fig. 3) ersichtlich ist.

Nach außen erscheinen die Säulchen untereinander kontinuierlich verbunden. Diese oberste Lage entspricht wohl der zuerst von Bütschli unterschiedenen Grenzmembran. An der Oberfläche beobachteten schon Huxley, dann Braun und Bütschli eine zellenähnliche Felderung, die den Zellkonturen des Matrixepithels entspricht und von den Matrixzellen herrühre.

Das Hautepithel ist an verschiedenen Körperstellen sehr verschieden ausgebildet, auch seine Höhe variiert. Am niedrigsten sind die Epithelzellen in den Kiemen. Downey gibt an, daß die Hypodermis des Flußkrebses von einem protoplasmatischen Syncytium gebildet wird, in welchem die Kerne sehr unregelmäßig verteilt erscheinen. Nach meinen Beobachtungen ist die epitheliale Anordnung der Zellen stest deutlich zu erkennen.

Eine zweite Form des Hautepithels hat bindegewebsartigen Charakter und Funktion. Es ist die bekannte und mehrfach beschriebene Epithelart, die durch reichliche Entwicklung von straffen Stützfibrillen als Sehne an den Befestigungsstellen der Muskulatur und straffer Bindegewebsstränge an der Hautkutikula dient (vgl. Fig. 8 und 9).

In diesen Fällen hat fast das ganze Cytoplasma der Epithelzellen straffe Bindegewebsfasern entwickelt, so daß der Zellkern seitlich verdrängt erscheint und in der Richtung der Zelle eine langgestreckte Form besitzt. Am apikalen Ende zeigen die Stützfibrillen kleine Verdickungen. Basalwärts setzen sich die Stützfibrillen der Epithelzellen an Befestigungsstellen von Bindegewebssträngen in die Fasern des Bindegewebes fort, so daß eine Abgrenzung nicht zu bestimmen ist, wie schon Braun angegeben hat. Bei bestimmten Färbungen heben sich aber die Fibrillen der Epithelzellen durch dunklere Tinktion ab. Bei Insertion eines Muskels an die Haut beobachtet man, wie ich schon bei *Argulus* dargestellt habe, gleichfalls den Anschluß der Epithelfibrillen an die Muskelfibrillen. Niemals geht eine Muskelfibrille bis zur Oberflächenkutikula, immer ist sehnig differenziertes Epithel eingeschaltet, wie ich in Übereinstimmung mit der größeren Zahl von Autoren, die sich mit der Untersuchung dieser Frage beschäftigten, wie Baur, Braun, Weismann, Vitzou, Leydig, List, K. C. Schneider, Labbé, Maziarski, Henneguy, Riley, Stamm, Wege, Downey, Janisch u. a., stets konstatiert habe. Auch Claus kann hier als Vertreter der indirekten Insertion der Muskeln an

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

der Oberflächenkutikula genannt werden, doch gelangt in einer späteren Publikation desselben Autors (6) eine entgegengesetzte Ansicht zum Ausdruck, und nach K. C. Schneider (46) sollen ausnahmsweise Muskelfasern zwischen den Deckzellen bis zur Kutikula vordringen.

Der Anschluß der quergestreiften Muskeln an die Sehne wird stets von der Zwischenscheibe des quergestreiften Muskels gebildet. Die Zwischenscheiben hängen mit dem Sarkolemma zusammen, so daß Querwände vorhanden sind, durch die die Fibrillen der Muskelfaser in Fächer geteilt werden. Die Zwischenscheibe ist also dem Sarkolemma zugehörig. Diese baulichen Verhältnisse der quergestreiften Muskeln wurden schon von Krause, Enderlein, K. C. Schneider, Maziarski, Stamm und Wege beobachtet. Ich selbst habe diese baulichen Verhältnisse und den Zusammenhang von Sarkolemma mit den Zwischenscheiben bei *Argulus* und beim Flußkrebs beobachtet und abgebildet (vgl. 15, Fig. 7 und Fig. 7 dieser Abhandlung).

Anhangweise sollen an die Besprechung des Epithels einige Bemerkungen über die Häutung der Arthropoden eingeschaltet werden, wobei ich mich auf die Dekapoden beschränken will.

Die Häutung der Dekapoden ist eine interessante Erscheinung von dem Gesichtspunkte aus betrachtet, daß die vielen differenzierten Teile der Oberflächenkutikula von Zeit zu Zeit neu erzeugt werden und in bestimmter gleicher Reihenfolge als Produkt derselben Epithelzellen erscheinen. Dieselben sind sonach befähigt, alle verschiedenen Kutikularschichten zu produzieren, es erfolgt dies periodisch und in bestimmter Reihenfolge.

Bei den Arthropoden wird die Neubildung der Außenkutikula bei weiterem Wachstum des Körpers wohl durch den Druck der zu eng gewordenen Kutikula ausgelöst, welcher wie eine Verletzung zur Regeneration führt.

Als erste Erscheinung erfolgt bei Dekapoden die Bildung einer schleimigen Schicht, welche die alte Kutikula zur Abhebung bringt. Ob diese Schleimschicht durch Verschleimung der untersten weichen Schicht der abzustoßenden Kutikula vielleicht infolge enzymatischer Einwirkung der Hautepithelzellen oder als besonderes Sekret dieser entsteht, steht noch nicht fest. Möge das eine oder das andere zutreffen, jedenfalls ist die Schleimschichtbildung in einer funktionellen Änderung des Hypodermisepithels gelegen, wie ich dies an anderem Orte bereits ausgesprochen habe (17).

Diese Schleimschicht habe ich bei einem vor der Häutung stehenden Flußkrebs und bei *Cancer pagurus* zu beobachten Gelegenheit gehabt. Sie ist schon von Réaumur, dann von Braun,

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Vitzou, Pearson und Herrick bei verschiedenen Dekapoden beobachtet worden. Nach Vitzou soll diese Schicht durch Endosmose die bereits neuangelegte Kutikula durchsetzen und sich zwischen alte und neue Kutikula ablagern. Diese Vorstellung von Vitzou ist gewiß nicht zutreffend. Die Schleimschicht wird zweifelsohne vor Anlage der neuen Kutikula gebildet. Dies zeigt auch eine Beobachtung, die ich am Oesophagus eines vor der Häutung stehenden Flußkrebses gemacht habe. Ich fand die Schleimschicht unterhalb der alten Kutikula, eine neue Kutikula war noch gar nicht angelegt.

Bindegewebe.

Das Bindegewebe von Potamobius ist reich entwickelt und zeigt eine sehr mannigfaltige Ausbildung. Am einfachsten erscheint das eigentümliche, das Bild eines zelligblasigen Stützgewebes gewährende Bindegewebe, das zuerst Leydig (29) untersucht, jedoch irrtümlich als Gallertgewebe angesehen, bald darauf Haeckel (18) ausführlicher und zutreffender als „Zellgewebe", bestehend aus geschlossenen Blasen, beschrieben hat. Später war dieses Bindegewebe des öfteren Gegenstand der Untersuchung, und ich erwähne hier besonders die diesbezüglichen Arbeiten von Kirch, K. C. Schneider (45, 46), Schaffer (43, 44) und Malaczyńska (33). Von K. C. Schneider wurden zuerst Modifikationen dieses Bindegewebes beim Flußkrebs unterschieden. Viel später hat sich Danini (8) mit dem Bindegewebe von *Potamobius leptodactylus* beschäftigt. In dem am Schlusse seiner russischen Abhandlung befindlichen deutschen Resümé finden sich aber keine eingehenderen Beschreibungen der verschiedenen Formen des Bindegewebes. Schaffer hat Bedenken geäußert, ob dieses Stützgewebe tatsächlich ein zellig-blasiges ist, da es ihm nicht gelungen ist, seinen Aufbau aus isolierbaren Blasenzellen nachzuweisen. Schaffer hält es daher für „nicht ausgeschlossen, daß es sich hier in der Tat um einheitliche Scheidewände zwischen den Blasen handelt". „Dann wäre das Gewebe als eine sehr primitive Form des blasigen Stützgewebes von chondroidem Typus zu betrachten." Dieser Ansicht Schaffer's schließt sich Malaczyńska im wesentlichen an, da es auch ihr nicht gelang, einzelne Zellen mit ihren Membranen zu isolieren und sich vorhandene Fasern längs mehrerer Zellen verfolgen ließen.

In demselben Jahre, in welchem Schaffer's eben besprochene Publikation erschien, veröffentlichte ich meine Untersuchungen über die Bindesubstanzen von *Argulus*. Ich gelangte rücksichtlich der bei diesem Tiere am meisten verbreiteten Bindegewebsform,

welche das Aussehen eines zellig-blasigen Bindegewebes wie bei dem Flußkrebs bietet, zu dem Resultate, daß „die Bindesubstanz zwischen und um die Bindegewebszellen ein Kontinuum" bildet; „eine Einordnung des Bindegewebes von *Argulus* zum zelligen Bindegewebe erscheint somit nicht möglich".

Auszugehen ist beim Flußkrebs von der Bindegewebsform, welche das Bild eines zellig-blasigen Bindegewebes zeigt und das nach Schaffer's Nomenklatur sonach als vesikulöses Bindegewebe von chondroidem Typus zu bezeichnen ist (Fig. 6).

Mit nur sehr zarter Zwischensubstanz findet sich diese Bindegewebsform um das Herz, in der Unterhaut, in der Darmwand vor. Sie wird von großen, blasig aussehenden Zellen mit wandständigem Kern gebildet. Das körnige Cytoplasma findet sich in dünner Lage um den Kern, ferner als dünner Wandbelag sowie in netzförmig angeordneten Zügen im Zellinneren. Die Lücken sind mit Reservestoffen erfüllt (meist Glykogen). Das Plasmanetz ist zumeist nur teilweise sichtbar. Die Zwischensubstanz bildet dünne Scheidewände zwischen den kugeligen Zellen und weist stellenweise Fibrillen auf, die im Querschnitt als Verdickungen der dünnen Zwischensubstanz erscheinen. Diese Zellen sind nach K. C. Schneider die Leydig'schen Zellen erster Ordnung.

Bei den Zellen der Unterhaut, die an das Hautepithel stoßen, sieht man Stützfasern von Epithelzellen sich direkt in die Stützsubstanz, beziehungsweise die Fibrillen des vesikulösen Stützgewebes fortsetzen.

Eine Modifikation dieses vesikulösen Stützgewebes mit reichlicherer Zwischensubstanz findet sich am Mastdarm. Hier sind die Zellterritorien häufig nicht gut unterscheidbar, da nicht bloß an der Peripherie der Zelle, sondern auch im Innern derselben sich Bindesubstanz entwickelt. So erscheint an Schnitten ein reich ausgebildetes Balkensystem von Zwischensubstanz, in welchem sich Fasern in einer Verlaufsanordnung finden, welche der Inanspruchnahme des Bindegewebes entspricht. Diese Form des Bindegewebes entspricht nach K. C. Schneider den Leydig'schen Zellen zweiter Ordnung.

An dem abgebildeten Schnitt (Fig. 7) sieht man, daß die Zwischensubstanz des eben beschriebenen Bindegewebes kontinuierlich mit dem Sarkolemma der angelagerten Ringmuskulatur des Mastdarms zusammenhängt. Das Sarkolemma wieder entsendet quer durch die Muskelfasern Bindesubstanzbrücken, welche die Zwischenstreifen der Muskelfasern bilden. Auch in die in den Epithelzellen des Mastdarmes entwickelten Stützfasern setzt sich die Zwischensubstanz des Bindegewebes kontinuierlich fort.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Aus diesem mehr schwammigen Bindegewebe lassen sich die in einer Längsrichtung und reiche Bindegewebsfasern entwickelnden Bindegewebsformen ableiten. Solches Bindegewebe mit noch weniger reich entwickelten Fasern zeigt Fig. 4. Die Fibrillenbündel sind von verschiedener Stärke und stehen auch durch Querbrücken untereinander in Verbindung. Innerhalb des Fibrillenbündels findet man von Stelle zu Stelle die Bildungszellen mit körnigem, nicht differenziertem Cytoplasma und langgestrecktem Kern. Schön sind an einem Querschnitt (Fig. 5) solchen Bindegewebes die Zellterritorien der Bildungszellen zu erkennen. Man sieht die stärkeren Fibrillenbündel durch quere Verbindungen zusammenhängen, die augenscheinlich durch Umwandlung von Cytoplasmasträngen innerhalb der Bildungszelle entstehen, da man sie auch häufig in Verbindung mit körnigem Cytoplasma findet. Die langgestreckten Zellkerne erscheinen im Querschnitte klein. Die Fibrillenbündel sind im Querschnittsbilde als Gruppen von Punkten zu erkennen (vgl. Fig. 5 s.)

Solches Bindegewebe findet sich zum Beispiel in sehnigen Verbindungen zwischen Muskeln in der Unterhaut. Stellenweise sind die Fibrillenbündel straffer und stärker, so daß solches Bindegewebe an fibrilläres Bindegewebe von Wirbeltieren erinnert.

Die fibrilläre Zwischensubstanz des Bindegewebes kann sich aber noch stärker ausbilden. Solches Bindegewebe erscheint im Querschnitt oder Schrägschnitt kompakt (Fig. 10, 11). Die dichte, aus Fasern aufgebaute Zwischensubstanz ist netzförmig angeordnet. In größeren Lücken dieses Netzes liegen die Kerne. Um den Kern findet sich eine geringe Menge nicht differenzierten körnigen Cytoplasmas, von welchem Stränge die Räume in der Zwischensubstanz durchziehen. Die Territorien der Bildungszellen sind aus der Lage der Kerne zu erkennen. Diese durch reiche Entwicklung von parallellaufenden Fasern charakterisierte Bindegewebsform will ich als B a n d g e w e b e oder S e h n e n g e w e b e bezeichnen.

Derartiges Bindegewebe findet sich in den Sehnen zwischen den Muskeln (Fig. 10).

Aus solchem Bindegewebe sind auch die Bänder aufgebaut, die sich in Verbindung mit dem Endosternit (Kopfendophragma) befinden, zum Teil quer über dem Kopfendophragma liegen, andererseits sich an der Körperwand befestigen.

In Fig. 8 habe ich einen Längsschnitt durch ein solches Band abgebildet im Zusammenhang mit seiner Insertionsstelle an der Haut. Die Epithelzellen letzterer enthalten zahlreiche Stützfibrillen, die sich an die Fibrillen des Bindegewebes anschließen. An mit Eisenhaematoxylin gefärbten Präparaten läßt sich die Grenze zwischen

Epithelfibrillen und Bindegewebsfibrillen erkennen, da sich die Fibrillen der Epithelzellen bläulich tingieren, während die Bindegewebsfibrillen noch ungefärbt bleiben.

Das bereits erwähnte Kopfendophragma ist aus der Weiterentwicklung des Endoskelettes hervorgegangen, das aus dem beschriebenen sehnigen Bindegewebe besteht und quer unterhalb des Oesophagus, da, wo dieser in den Magendarm übergeht, gelegen ist. Ein solches Endoskelett (Endosternit) hat Ray Lankester (39) bei *Limulus, Scorpio* und *Mygale,* bestehend aus chitinigem fibrösem Bindegewebe („chitinigerous fibromassive skeletal tissue"), gefunden. Desgleichen wurde von Claus die Beteiligung von Bindegewebszellen an der Bildung des Endoskeletts und der medianen Sehnenverbindung der Mandibelmuskeln bei *Branchipus* beschrieben. Dieses Endoskelett habe ich auch bei *Argulus* gefunden und (15 Fig. 6 End) abgebildet. Die Lage dieses Endoskeletts, soweit es in die Medianebene des Körpers fällt, ist aus dem von mir in meiner Publikation über den Bau der Arguliden (14, Fig. 1) abgebildeten Längsschnitte durch das ganze Tier ersichtlich.

Mit diesem primären bindegewebigen Endoskelett ist jederseits beim Flußkrebs eine (die vorderste) tiefe Einfaltung der lateralen Cephalothoraxwand (sog. Apodem) in Verbindung getreten, die mit spitzen Fortsätzen endet. Diese Fortsätze stoßen mit jenen der Gegenseite unterhalb des bindegewebigen Endoskeletts zusammen und verbinden sich hier in einer medianen Naht zahnartig. Die beiderseitigen Apodemen bilden so ein festes Skelettdach über dem vordersten Teil der Bauchganglienkette, das sogenannte Kopfendophragma. Die Wände der benachbarten Fortsätze der Apodemen stehen stellenweise durch Bindegewebe miteinander in Verbindung. Fig. 12 zeigt eine solche Stelle an einem Querschnitt.

Endlich hat K. C. Schneider als Leydig'sche Zellen dritter Ordnung epithelartig angeordnete Bindegewebszellen bezeichnet, die durch einseitige Entwicklung von Lamellen charakterisiert sind; sie bilden die Wand der Blutgefäße.

Leydig'sche Zellen dritter Ordnung bilden auch die Wand des Perikardialsinus. Die Zellen selbst zeigen den Charakter der Bindegewebszellen zweiter Ordnung. Sehr schöne Bilder geben Querschnitte der medianen ventralen Perikardwand. Ich habe zwei Querschnitte (Fig. 13, 14) abgebildet. An dem einen (Fig. 13) sieht man Bindesubstanz nicht nur in der Zellenmembran, sondern auch im Innern der Bindegewebszellen reichlich entwickelt. Gegen den Perikardialraum zu besitzen die Zellen einen breiten Saum (Innenlamelle). Dadurch charakterisieren sie sich als Leydig'sche Zellen dritter Ordnung nach der Nomenklatur von K. C. Schneider.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die Wand des Perikardialsinus wurde auch von O. v. Wettstein abgebildet und beschrieben.

Ergebnis dieses Beitrages ist, daß nicht nur das Bindegewebe, sondern auch das Hautepithel die Fähigkeit besitzen, Bindesubstanz zu bilden. Das Sarkolemma der quergestreiften Muskeln ist mit hier anzuführen als vom Muskel gelieferte Bindesubstanzhülle.

Der kontinuierliche Zusammenhang der Bindesubstanzen besteht wohl auch hier, kann jedoch bei der hohen Organisationsstufe eines dekapoden Krebses, wie es der Flußkrebs ist, nicht so übersichtlich vor Augen geführt werden wie dies bei dem kleinen *Argulus* seinerzeit von mir aufgezeigt werden konnte, der Schnitte durch den ganzen Körper gestattet.

Die einschlägige Literatur wird im Text meist nur kurz berührt, der sich zunächst auf die Beschreibung der Abbildungen bezieht. In dem beifolgenden Verzeichnis ist die einschlägige Literatur angeführt.

Figurenerklärung.

Allgemeine Buchstabenbezeichnung.

c = Hautkutikula
e = Hautepithel
i = Innenlamelle
k = Blutkörperchen
l = Leibeshöhlenraum
m = Muskel
s = Bindegewebsfibrillen.

Tafel I.

Fig. 1. Schnitt durch das Hautepithel von der Dorsalhaut eines vor der Häutung stehenden Flußkrebses. Vergr. 520.

Fig. 2. Oberflächenansicht dieses Hautepithels. Die Stützzellen heben sich durch dunklere Färbung scharf hervor. Vergr. 520.

Fig. 3. Die oberen Teile von zwei Hautepithelzellen mit der neuangelegten Hautkutikula bei stärkerer Vergrößerung. Es sind erst drei Lagen der neuen Kutikula angelegt. Man sieht den Übergang der Fasern der Epithelzellen in die Fibrillen der Kutikula. Vergr. 860.

Fig. 4. Ein Längsbündel von Bindegewebe mit weniger reich entwickelten Fibrillen. Vergr. 520.

Fig. 5. Querschnitt durch ein Längsbündel von Bindegewebe mit weniger reich entwickelten Fibrillen. Mit dem Buchstaben s wird auf solche Fibrillenquerschnitte hingewiesen. Vergr. 520.

Fig. 6. Großblasiges Bindegewebe aus der Unterhaut des Abdomens. Vergr. 360.

Fig. 7. Schnitt durch das Bindegewebe aus der Gegend des Afterdarmes nebst einem Darmmuskel. Vergr. 520.

Tafel II.

Fig. 8. Längsschnitt durch das Ligamentum ventrale capitis (Sehnengewebe) im Zusammenhang mit dem Hautepithel. Vergr. 520.

Fig. 9. Eine Stelle des Hautepithels mit reichlicher Stützfaserentwicklung im Anschluß an darunter folgendes Bindegewebe und eine Muskelinsertion. Vergr. 520.

Fig. 10. Schrägschnitt durch eine Sehne zwischen an verschiedenen Seiten sich inserierenden Muskeln aus dem Abdomen. Vergr. 520.

Fig. 11. Querschnitt durch eine solche Sehne aus dem Abdomen. Vergr. 520.

Fig. 12. Querschnitt durch benachbarte Innenfortsätze des ersten Apodems mit einer bindegewebigen Zwischenverbindung. Vergr. 520.

Fig. 13. Querschnitt durch die mediane ventrale Perikardialwand. Vergr. 520.

Fig. 14. Querschnitt durch die mediane ventrale Perikardialwand. Vergr. 520.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Literaturverzeichnis.

1. Baur A., Über den Bau der Chitinsehne am Kiefer des Flußkrebses und ihr Verhalten beim Schalenwechsel. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1860.

2. Braun M., Über die histologischen Vorgänge bei der Häutung von *Astacus fluviatilis*. Arbeit. aus d. Zoolog. zootom. Institut in Würzburg, Bd. II, 1875.

3. Bütschli O., Vorläufiger Bericht über fortgesetzte Untersuchungen an Gerinnungsschäumen, Sphärokristallen und die Struktur von Zellulose- und Chitinmembranen. Verhandl. d. naturhistor. med. Vereins zu Heidelberg, N. F., V. Bd., 1894.

4. Bütschli O., Untersuchungen über Strukturen, insbesondere Strukturen nichtzelliger Erzeugnisse des Organismus und über ihre Beziehungen zu Strukturen, welche außerhalb des Organismus entstehen. Leipzig 1898.

5. Claus C., Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von Branchipus und Artemia nebst vergleichenden Bemerkungen über andere Phyllopoden. Arbeit. aus d. Zool. Inst. d. Universität Wien, Bd. VI, 1886.

6. Claus C., Über den Organismus der Nebaliden und die systematische Stellung der Leptostraken. Arbeit. aus d. Zool. Inst. d. Univ. Wien, Bd. VIII, 1888.

7. Cuénot L., Études phisiologiques sur les Crustacés décapodes. Archiv. de Biologie, t. XIII, 1895.

8. Danini (Dagnini) E. S., Über den morphologischen Bestand des Bindegewebes von Crustaceen. Bulletin de l'Institut des recherches biologiques et de la Station Biologique à l'Université de Perm., t. III, 1924.

9. Downey Hal, The attachment of muscles to the exoskeleton in the Crayfish, and the structure of the Crayfish epiderm. American Journal of Anatomy, vol. 13, 1912.

10. Enderlein G., Beitrag zur Kenntnis des Baues der quergestreiften Muskeln bei den Insekten. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. LV, 1900.

11. Farkas B., Beiträge zur Anatomie und Histologie des Oesophagus und der Oesophagusdrüsen des Flußkrebses. Zool. Anzeig., Bd. XLV, 1914.

12. Focillon Ad., Mémoire sur la structure et les fonctions de la peau dans les animaux annelés. Compt. Rend. Acad. d. Sciences, Paris, t. XXXI, 1850.

13. Frenzel S., Über den Darmkanal der Crustaceen nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 25, 1885.

14. Grobben K., Beiträge zur Kenntnis des Baues und der systematischen Stellung der Arguliden. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien, Bd. CXVII, 1908.

15. Grobben K., Die Bindesubstanzen von *Argulus*. Ein Beitrag zur Kenntnis der Bindesubstanz der Arthropoden. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. XIX, 1911 (kurzer Auszug in: Verhandlungen d. VIII. Internat. Zoologenkongresses zu Graz 1910).

16. Grobben K., Der Schalenschließmuskel der dekapoden Crustaceen, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis ihrer Kopfmuskulatur. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien, Bd. 126, 1917.

17. Grobben K., Versuch einer Erklärung für den Schichtenwechsel in Perlen. Eine zellphysiologische Betrachtung. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien, Bd. 134, 1925.

18. Haeckel E., Über die Gewebe des Flußkrebses. Arch. f. Anat. u. Physiol., Jahrgang 1857.

19. Hasse E. C., Observationes de sceleto Astaci fluviatilis et marini. Dissertation Lipsiae 1838 (zitiert nach Braun).

20. Henneguy F., Les modes d'insertion des muscles sur la cuticule chez les Arthropodes. Compt. rend. de l'Association des Anatomistes. 8. Réunion, Bordeaux 1906.

20 a. Herrick F. H., Natural history of the American Lobster. Bull of the Bureau of Fisheries, Vol. XXIX, 1909, Washington 1911.

21. Huxley T. H., Tegumentary organs. The Cyclopaedia of Anatomy and Physiology, edited by R. B. Todd., Vol. V, 1859.

22. Huxley T. H., Der Krebs. Eine Einleitung in das Studium der Zoologie. Leipzig 1881.

23. Janisch E., Der Bau des Enddarms von Astacus fluviatilis (Potamobius astacus L.) Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 121, 1924.

24. Krause W., Über den Bau der quergestreiften Muskelfaser. Zeitschr. für rationelle Medizin, Bd. XXXIII u. XXXIV, 1868, 1869.

25. Labbé A., Sur la continuité fibrillaire des cellules épitheliales et des muscles chez les Nebalia. Compt. Rend. Acad. Paris, t. CXXXV, 1902.

26. Lavalle, Recherches d'anatomie microscopique sur le test des Crustacés décapodes. Ann. d. scienc. natur., Paris 1847.

27. Lemoine V., Recherches pour servir à l'histoire des systèmes nerveux, musculaire et glandulaire de l'Ecrevisse. Ann. d. sciences natur., X, 1868.

28. Lereboullet, Sur les variétés rouge et bleue de l'Écrevisse fluviatile. Compt. Rend., XXXIII, 1857.

29. Leydig Fr., Zum feineren Bau der Arthropoden. Arch. f. Anat. u. Physiol. Jahrg. 1855.

30. Leydig Fr., Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt a. M. 1857.

31. Leydig Fr., Zelle und Gewebe. Bonn 1885.

32. List Th., Morphologisch-biologische Studien über den Bewegungsapparat der Arthropoden. 2. Teil. Die Dekapoden. Mitteilg. d. Zoolog. Station zu Neapel, Bd. XII, 1897.

33. Malaczyńska S., Beitrag zur Kenntnis des Bindegewebes bei den Crustaceen. I. Teil. Bull. Acad. d. Wiss. in Krakau, mathem.-naturw. Kl., 1912.

34. Mazziarski St., Sur les rapports des muscles et de la cuticule chez les Crustacées. Bull. Akad. d. Wiss. in Krakau, 1903.

35. Milne-Edwards H., Observations sur le squelette tégumentaire des Crustacées décapodes et sur la morphologie de ces animaux, Annal. de Science nat., t. 16, 1851.

36. Nathusius-Königsborn W. v., Untersuchungen über nicht cellulär Organismen, namentlich Crustaceenpanzer, Molluskenschalen und Eihüllen. Berlin 1877.

37. Netz W., Das Skelett des Flußkrebses (Potamobius astacus Leach). Als Dissertation gedruckt. Marburg a. d. L. 1917.

37 a. Pearson J., Liverpool Marine Biology Committee Memoirs. XVI. Cancer., London 1908.

38. Pouchet G., Recherches anatomiques sur la coloration bleu des Crustacées. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. Année 1878.

39. Ray Lancester E., Skeleto-trophic Tissus and Coxal Glands of Limulus, Scorpio and Mygale. Quart. Journ. of microsc. science, Vol. XXIV, 1884.

39 a. Réaumur R., Additions aux observations sur la mue des écrevisses. Mém. Acad. Roy. des Sciences., Paris 1718.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

40. Reichert C. B., Bemerkungen zur vergleichenden Naturforschung im allgemeinen und vergleichende Beobachtungen über das Bindegewebe und die verwandten Gebilde. Dorpat 1845.

41. Riley W. A., Muscle attachment in Insects. Ann. of the Entomological Soc. of America, Vol. I, 1908.

42. Ringel M., Zur Morphologie des Vorderdarmes (Schlund und Magen) von Astacus fluviatilis (Potamobius astacus L.). Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 123, 1925.

43. Schaffer J., Über das vesikulöse Stützgewebe. Anat. Anz., Bd. XXIII, 1903.

44. Schaffer J., Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes und über verwandte Formen der Stützsubstanz. III. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XCVII, 1911.

45. Schneider K. C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena 1902.

46. Schneider K. C., Histologisches Praktikum der Tiere. Jena 1908.

47. Stamm R. H., Om Musklernes Befaestelse til det ydre Skelet hos Leddyrene. Kgl. Danske Vid. Selskap Skr. 7. R., 1904.

48. Stamm R. H., Über die Muskelinsertionen an das Chitin bei den Arthropoden. Anat. Anz., Bd. XXXIV, 1909.

49. Taylor J. A., The casting or moulting of the Lobster. Report on the Scientific Investigations. Northumberland Sea fisheries Comittee for the year 1910—1911.

50. Tullberg T., Studien über den Bau und das Wachstum des Hummerpanzers und der Molluskenschalen. Kgl. Svenska Vetensk. Akademiens Handlingar, Bd. XIX, 1882.

51. Vitzou A. N., Recherches sur la structure et la formation des Téguments chez les Crustacés Décapodes. Arch. Zool. expériment. et générale, t. X, 1882.

52. Wege W., Über die Insertionsweise der Arthropodenmuskeln nach Beobachtungen an Asellus aquaticus. Zool. Anz., XXXV. Bd., 1910.

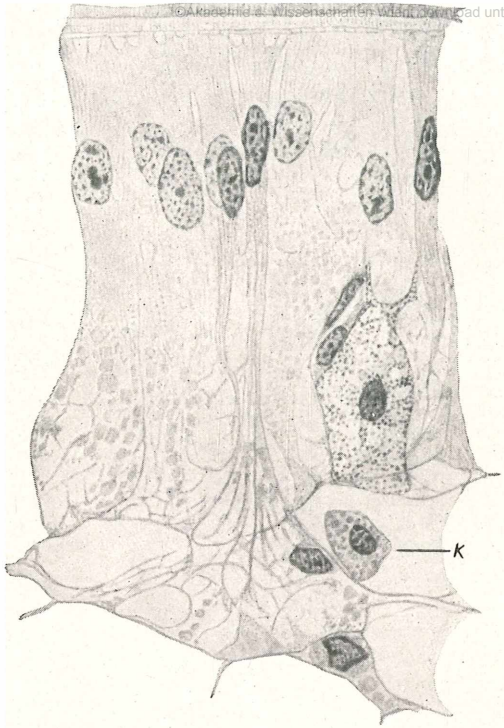
53. Weismann A., Die Entwicklung der Dipteren. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. XIV, 1864.

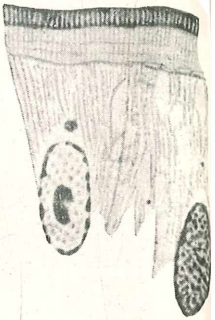
54. Wettstein O. v., Über den Perikardialsinus einiger Decapoden. Arbeit. aus d. Zoolog. Institut der Univ. Wien, t. XX, 1915.

55. Witten E. P., On the structural changes accompanying the ekdysis of the Crab. Report on the Scientific Investigations. Northumberland Sea Fisheries Comittee for the year 1902.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

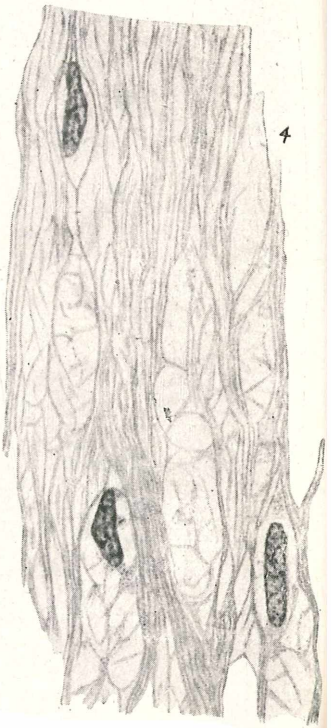
©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at



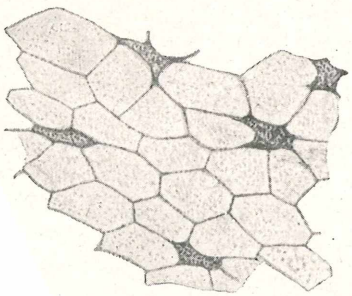


1

3



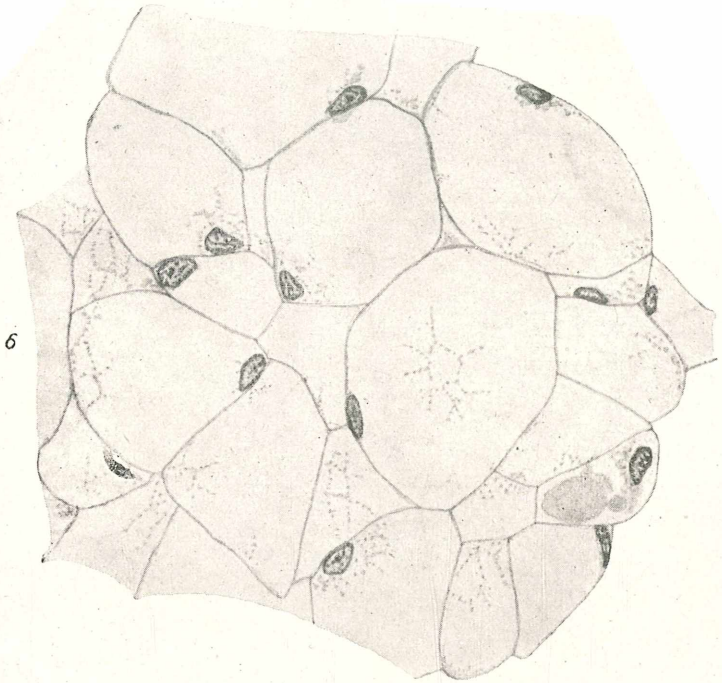
4

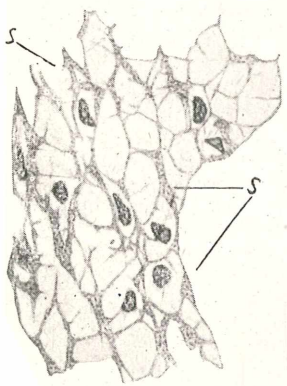


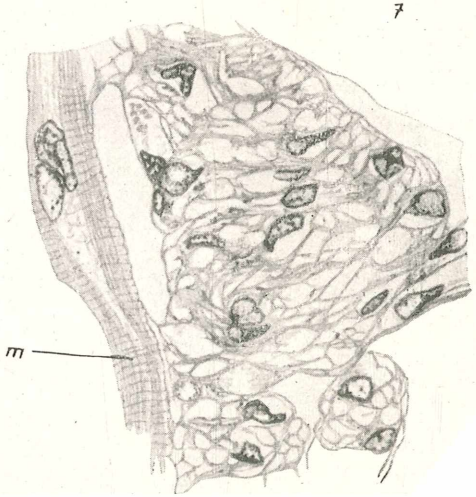
2

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tafel I

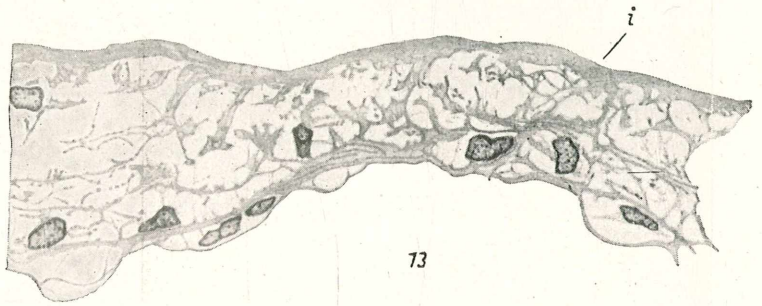




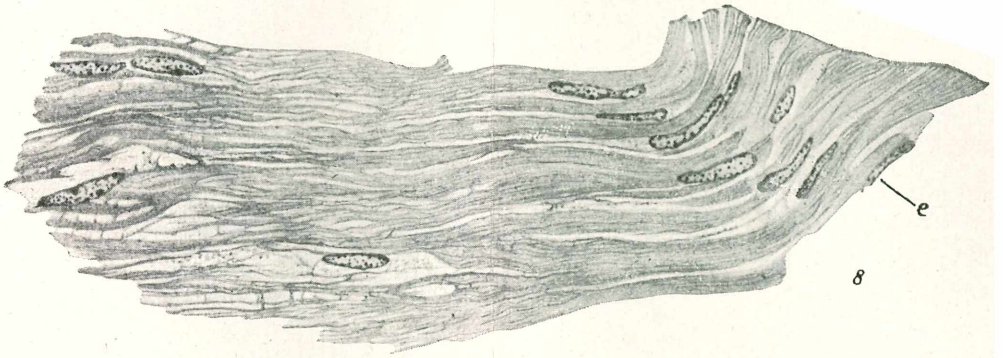


©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

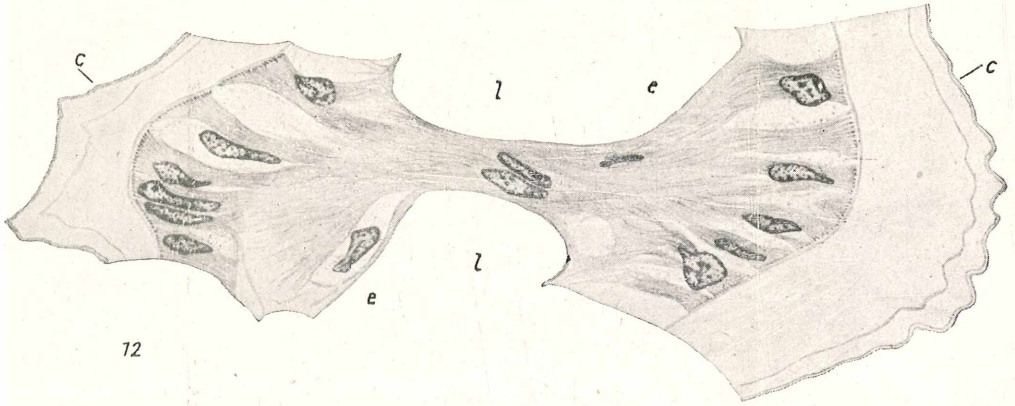
©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at



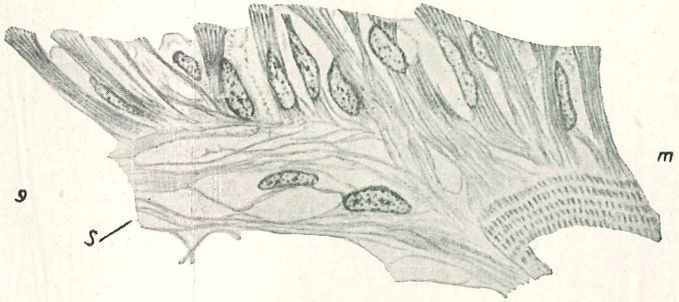
13

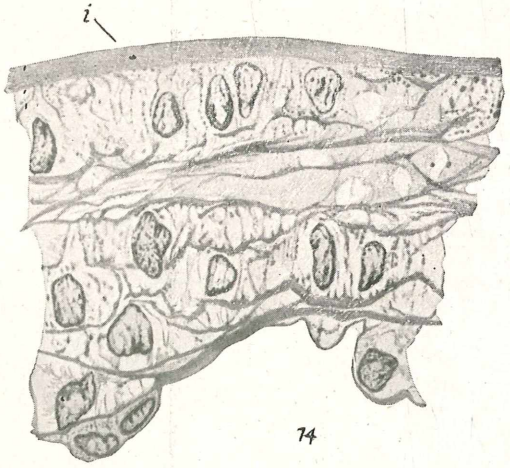


8



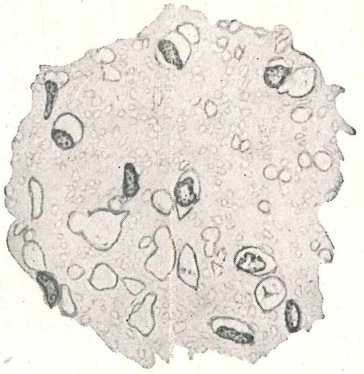
12

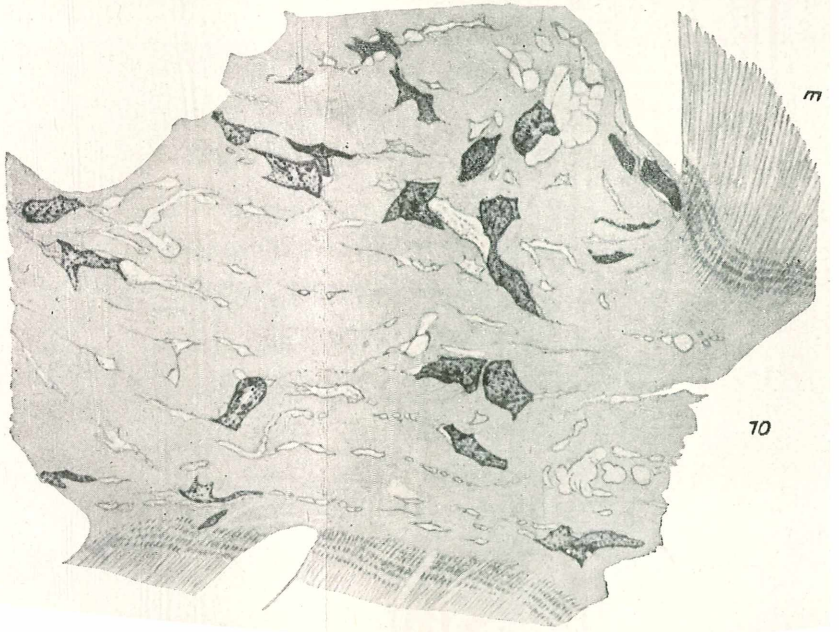




14

11





10